Le gisement de vertébrés pliocènes de Çalta, Ankara, Turquie. 5. Carnivores

Léonard GINSBURG
Laboratoire de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle,
8 rue de Buffon, F-75231 Paris cedex 05 (France)

Ginsburg L. 1998. — Carnivores, *in* Sen S. (ed.), Le gisement de vertébrés pliocènes de Çalta, Ankara, Turquie. 5, *Geodiversitas* 20 (3) : 379-396.

MOTS CLÉS
mammifères,
carnivores,
Canidae,
Hyaenidae,
Felidae,
nouveaux taxons.

RÉSUMÉ
Le gisement de Çalta a livré les restes de cinq espèces de carnivores : deux Canidae (*Vulpes galaticus* n.sp. et *Nyctereutes donnezani*), un Hyaenidae (*Chasmaporthetes kani anatolicus* n.ssp.) et deux Felidae (*Lynx issiodorensis* et *Machairodus giganteus*). *Vulpes galaticus* est le plus ancien et le plus carnassier des renards. Il semble être l'ancêtre des *Vulpes* plus récents et d'*Alopex*.

KEY WORDS
Mammalia,
Carnivora,
Canidae,
Hyaenidae,
Felidae,
new taxa.

ABSTRACT
Pliocene vertebrate locality of Çalta, Ankara, Turkey. 5. Carnivores. The locality of Çalta yielded the remains of five different taxa of Carnivora: two canids (*Vulpes galaticus* n.sp. and *Nyctereutes donnezani*), one hyaenid (*Chasmaporthetes kani anatolicus* n.ssp.) and two felids (*Lynx issiodorensis* and *Machairodus giganteus*). *Vulpes galaticus* is the oldest fox in the world and the most carnivorous. It seems to be a good ancestor for all the more recent foxes, including the arctic one.

INTRODUCTION

Face aux ongulés, les carnivores sont bien rares dans le gisement de Çalta, mais la grande diversité morphologique des dents de ce groupe les rend assez aisément déterminables. Ils sont représentés par cinq taxons. Le matériel est composé essentiellement de crânes, de mandibules et de dents isolées. Les restes post-crâniens sont rares.
Les carnivores de Çalta n'ont été l'objet d'aucune étude jusqu'à présent. De même, en Turquie et dans les régions alentour, les gisements pliocènes sont rares et, de ce fait, les carnivores pliocènes de cette région sont à présent très mal documentés. Le gisement de Çalta est désormais le site où ce groupe est le mieux connu.

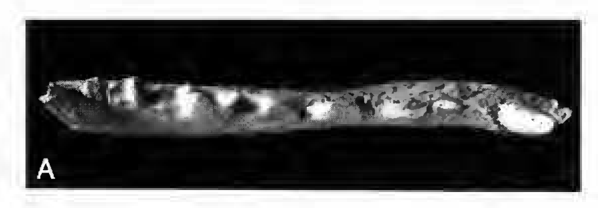




FIG. 1. — *Vulpes galaticus* n.sp., hémimandibule droite (ACA-293a) ; **A**, face occlusale ; **B**, face labiale. Échelle : 2 cm.

ÉTUDE SYSTÉMATIQUE

Famille CANIDAE Gray, 1821

Genre *Vulpes* Frisch, 1775

ESPÈCE-TYPE. — *Canis vulpes* Linné, 1766.

Vulpes galaticus n.sp.
(Figs 1, 2)

HOLOTYPE. — Mandibule avec i3-m3 droites et i1-m1 gauches (ACA-293a et b).

LOCALITÉ-TYPE. — Çalta, province d'Ankara, Turquie.

ÉTYMOLOGIE. — Du nom ancien de la province où se trouve le gisement.

MATÉRIEL ET MESURES (en mm). — P3 g (ACA-900) : 8,2 × 3,3.
P4 g (ACA-357) : 13,0 (muraille ext.), 14,1 (muraille int.) × 6,0.
M2 (ACA-901) : 4,5 × 5,8.
Mandibule avec i3-m3 d, i1-m1 g (ACA-293a et b) : i1, 1,3 × 1,9 ; i2, 1,9 × 2,0 ; i3, 2,6 × 2,3 ; 2,5 × 2,2 ; c, 5,2 × 3,7 ; 5,0 × 3,8 ; p1, 3,4 × 1,8 ; 3,1 × 1,8 ; p2, 6,7 × 2,4 ; 6,6 × 2,45 ; p3, 7,45 × 2,7 ; 7,5 × 2,7 ; p4, 8,25 × 3,4 ; 8,3 × 3,1 ; m1, 11,8 × 4,9 ; 11,9 × 4,6 ; m2, 5,4 × 4,2 ; 5,5 × 4,4 ; m3, 3,2 × 2,85.
Astragale d (ACA-302) : L × l × DT tête × h = 22,9 × 17,4 × 11,1 × 11,5.

DIAGNOSE. — Renard plus petit que *Vulpes vulpes* (Linné, 1758), sensiblement de la taille de *Vulpes alopecoides* (del Campana, 1913), à prémolaires inférieures plus étroites, plus pointues et dépourvues de denticules accessoires (sauf p4). Série prémolaire de la taille de *Vulpes alopecoides*, mais série molaire moins développée. M2 moins large que chez les autres espèces.

DESCRIPTION
Dentition
La P3 est une dent haute et pointue. Sa face antérieure est rectiligne et très abrupte, sa pente antérieure moins abrupte. De la pointe descend, vers l'avant et l'intérieur, une petite carène fine. Le cingulum antérieur est insignifiant, le postérieur à peine plus esquissé. Cette dent est plus pointue que chez *Vulpes vulpes*. Les cingulums antérieur et postérieur y sont aussi plus développés.
La P4 est mince et allongée. Le protocône est petit, ponctiforme et situé très en avant du bord antérieur du paracône, comme chez le renard européen. À la différence de ce dernier, le protocône n'est pas rejeté lingualement ; il ne dépasse pas le plan formé par la face interne, tranchante, du paracône et celle du métastyle. De plus, l'arrondi de l'angle antéro-labial de la dent est plus bombé que chez *Vulpes vulpes* et rappelle plus le loup. De la pointe du paracône descend vers l'avant une petite crête qui limite, comme chez *Vulpes vulpes* et *Canis lupus*, la face interne de la face antéro-externe du paracône. Mais contrairement à la disposition de *Vulpes vulpes*, une deuxième crête

descend de la pointe du paracône, plus lingualement et se dirigeant vers le protocône.

La M2 est moins large que chez *Vulpes vulpes.*

Les incisives inférieures sont petites et de taille croissante de i1 à i3. Elles sont nettement plus basses que chez *Vulpes vulpes*. i3 en particulier, qui est complète, ne présente pas l'étirement en hauteur de notre renard vulgaire et est plus étroite labio-lingualement.

La canine inférieure est gracile, étroite et bien recourbée vers l'arrière.

p1 est petite, uniradiculée et étroite. Elle montre une pointe située antérieurement et un petit renflement talonidien à l'arrière, mieux développé que chez *Vulpes vulpes* et *Canis lupus.*

Les autres prémolaires inférieures sont biradiculées, pointues et étroites. Comme sur p1, leur pointe est légèrement plus antérieure que chez *Vulpes vulpes,* mais montrent un moindre développement du renflement de la base de l'avant de la dent. Ni p2 ni p3 ne présentent de trace de deutéroconide. p4 en présente un léger, très mince, simple exagération de la crête postérieure du protoconide. Un renflement talonidien existe, de plus en plus marqué et large de p2 à p4.

La m1 est longue et étroite. Comme chez *Vulpes vulpes* et à la différence de *Canis lupus,* le métaconide est mince et bien détaché du flanc postéro-lingual du protoconide, et il y a un net creux talonidien délimité à l'avant par le plan vertical formé de l'arrière du métaconide et du protoconide, extérieurement par la crête antérieure de l'hypoconide, intérieurement par la petite crête basse située en avant de l'entoconide et postérieurement (ou plutôt lingualo-postérieurement) à cet entoconide. De même que le creux talonidien est bien formé, l'hypoconide et l'entoconide sont grêles et bien délimités alors qu'ils sont comme empâtés chez le loup.

m2 est très petite, allongée et de profil occlusal bien rectangulaire. Le protoconide et le métaconide sont au même niveau et de la même hauteur. À l'avant du protoconide, l'expansion « paraconidienne » est à peine marquée, contrairement à *Vulpes vulpes.* L'arrière de la dent est plus large par développement de la région postéro-interne.

La m3 est de même type que la m2, mais beaucoup plus petite.

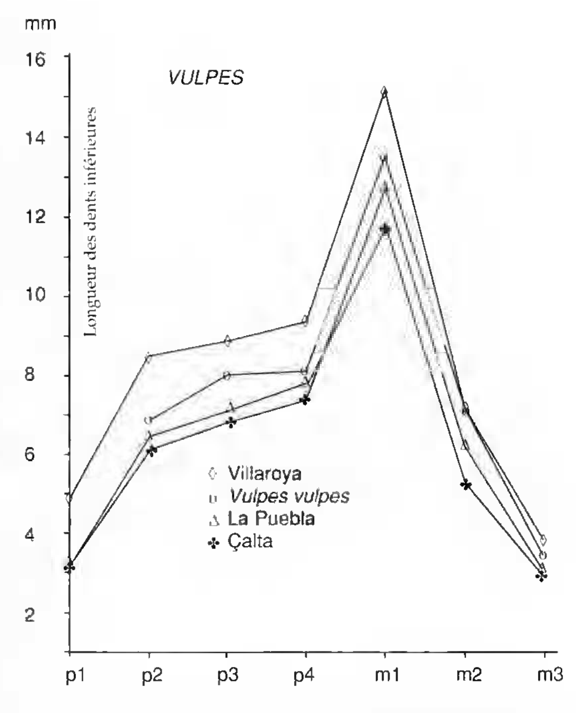


FIG. 2. — Diagramme des longueurs des dents jugales inférieures chez différentes espèces de *Vulpes*. **Çalta**, *V. galaticus* n.sp. ; **La Puebla** et **Villaroya**, *V. alopecoides* ; ***V. vulpes***, Récent.

Squelette

Un astragale a été conservé. Il diffère de celui de *Nyctereutes donnezani* (Depéret, 1890) par son col plus étroit, plus long et sa tête moins déportée médialement par rapport au corps de l'os. Par tous ces détails, il est identique à celui de *Vulpes vulpes* et d'*Alopex* Kaup, 1829.

DISCUSSION

Par sa taille, la gracilité générale de ses dents, leur étroitesse (particulièrement celle des prémolaires), notre petit canidé de Çalta est beaucoup plus proche des renards que des loups. Nous soulignons en particulier le protocône de P4 formant une petite pointe bien isolée, les prémolaires inférieures étroites, aux pointes acérées et aux parois subverticales, le talonide de m1 avec un creux talonidien bien formé, une crête antérieure à l'entoconide nette, un entoconide bien isolé, un hypoconide mince et prolongé en avant par une crête fine, enfin une m2 aux tubercules eux aussi bien individualisés.

Le renard de Çalta se distingue nettement du renard européen *Vulpes vulpes* par :
– sa taille très nettement inférieure ;
– la morphologie de sa carnassière supérieure, au bombement antéro-externe plus important, au protocône moins détaché du corps de la dent et à l'existence d'une crête accessoire descendant de la pointe du paracône en direction du protocône ;
– M2 moins large ;
– les incisives plus basses ;
– la canine inférieure plus étroite ;
– les prémolaires inférieures plus étroites, plus effilées, plus simples et plus piquantes ; de ce fait, elles ressemblent à celles des Viverridae ;
– la carnassière inférieure, m1, plus piquante aussi, avec un paraconide un peu plus court, un protoconide un peu plus élevé, un talonide un peu plus bas et moins large ;
– m2 plus rectangulaire, moins élargie au niveau du métaconide.
On peut résumer ces caractères en disant que la dentition de *Vulpes vulpes*, par rapport à celle du renard de Çalta, est moins piquante, moins tranchante et que la partie broyeuse des dents augmente. C'est l'indice d'un régime moins strictement carnivore.

Le renard du Villafranchien d'Europe, *Vulpes alopecoides* montre :
– une P4 morphologiquement identique à celle de *Vulpes vulpes* et une M2 aussi large ;
– des prémolaires inférieures plus piquantes que celles de *Vulpes vulpes*, mais moins que celles du renard de Çalta ; elles sont plus basses qu'à Çalta et aussi plus allongées par l'épaississement de l'avant et de l'arrière de la partie basale tandis qu'elles sont moins hautes ; sur p3 et p4, un petit deutéroconide apparaît, quoique moins développé que sur la forme actuelle ;
– la m1 est plus basse qu'à Çalta, avec un paraconide plus long ;
– la m2 est proportionnellement allongée par rapport à la m1 et le métaconide est devenu très développé.
Elles présentent donc la même tendance à un régime plus omnivore qu'à Çalta, mais de manière un peu moins accusée. La forme villafranchienne apparait donc comme un bon intermédiaire entre le renard de Çalta, petit et nettement carnivore, et le renard vulgaire actuel, plus grand et plus omnivore.

Le renard polaire *Alopex lagopus* (Linné, 1758), par rapport à *Vulpes vulpes*, possède des dents plus acérées, des prémolaires plus simples et des tuberculeuses moins développées, indiquant un régime moins omnivore, et montrant un certain rapprochement avec le renard de Çalta. Cependant, ses prémolaires inférieures – les seules que l'on puisse comparer – sont nettement plus basses et plus épaisses que chez ce dernier.

Conclusion
En conclusion, le renard de Çalta est à la fois le plus ancien et le plus primitif de tous les renards. Il avait un régime purement carnivore. Il peut servir de bon ancêtre tant au renard commun qu'au renard polaire. Ces deux derniers divergent nettement à partir de la forme de Çalta. *Vulpes alopecoides* est dans la voie qui mène à *Vulpes vulpes*.

Genre *Nyctereutes* Temmick, 1838

Espèce-type. — *Canis procyonoides* Gray, 1834.

Diagnose du genre. — Canidé de la taille des renards, à canine supérieure un peu moins haute et plus étroite, prémolaires plus courtes, tuberculeuses supérieures beaucoup moins longues par réduction de la région de la fosse centrale, plus trapues, réduction de la hauteur des cuspides externes. Canine inférieure plus pointue et moins haute, prémolaires inférieures plus robustes et plus pointues. m1 à talonide morphologiquement intermédiaire entre le loup et le renard, avec un creux talonidien important mais moins que chez *Vulpes*, hypoconide et entoconide plus forts mais moins que chez le loup, et reliés l'un à l'autre, comme chez celui-ci, par une fine crête transversale. m2 très allongée, aussi large à l'arrière qu'à l'avant, à protoconide et métaconide hauts, très fort cingulum antéro-externe, talonide long et large avec hypoconide et entoconide bien individualisés.

Nyctereutes donnezani (Depéret, 1890)
(Figs 3, 4 ; Tableaux 1, 2)

Vulpes donnezani Depéret, 1890

Matériel et mesures (en mm). — Crâne complet (ACA-291) : C d (8,5) × 4,8 ; P4 d 14,3 × 7,1 ; P4 g

Tableau 1. — Mesures de divers paramètres chez *Nyctereutes* fossiles et actuels.

	Çalta		*N. procyonoides*		Perrier
	ACA-292	ACA-291	1888-665	1887-572	
Longueur totale	159,4	171,4	110,2	111,6	–
Longueur condylo-basale	148,7	161,8	108,4	108,5	–
Longueur basale	139,9	–	100,5	100,8	–
largeur bimastoïdienne	51,8	(52,6)	(44)	40,6	–
largeur condyles occipitaux	29,4	(27,4)	22,3	22,1	–
largeur boite crânienne	49,8	–	40,9	40,7	53,8
largeur bizygomatique	–	–	60,0	62,4	–
largeur frontaux	45,3	53,0	32,7	33,8	56,6
largeur constriction interorbitaire	27,8	31,6	21,4	20,2	–
largeur palatins entre M1	42,6	42,8	33,4	33,3	–
largeur constriction postorbitaire	25,0	33,6	22,1	20,0	36,0
largeur au niveau des canines	(22,8)	(27,6)	19,6	19,4	–
Longueur P4	15,0	15,1	9,7	9,6	12,25
Longueur P4-M2	32,15	33,7	20,6	22,2	27,7

15,1 × 7,1 ; M1 d 12,3 × 13,6 ; M2 d 8,6 × 9,5.
Crâne complet (ACA-292) : I3 d 5,4 × 4,6 ; P4 g 15,0 × 7,7 ; M1 d 11,4 × 12,9 ; M1 g 11,4 × 13,0 ; M2 d 8,3 × 10,0 ; M2 g 8,3 × 10,1.
P4 g (ACA-357) : 13,0 × 6,0.
P4 g (ACA-298) : 15,0 × 6,6.
M1 d (ACA-197) : 11,8 × 13,05.
M1 g (ACA-296) : 11,6 × 13,3.
M1 d incomplète (ACA-902) : 12,4 × ?
Hémimandibule d avec p2-m3 (ACA-904) : p2, 8,55 × 3,5 ; p3, 9,0 × 3,6 ; p4, 10,3 × 4,5 ; m1, 18,2 × 7,5 ; m2, 10,4 × 7,2 ; m3, 5,2 × 4,55.
Hémimandibule d avec c-p3 (ACA-295) : c, 8,5 × 4,95 ; p1, 4,2 × 2,6 ; p2, ? × 3,6 ; p3, 8,8 × 3,6.
Hémimandibule d avec p4-m2 (ACA-294) : p4, 10,0 × 4,2 ; m1, 16,0 × 6,6 ; m2, 9,4 × 6,15.
Hémimandibule g avec m1-m2 (MTA, Ankara, AKC-134) : m1, 15,2 × 6,6 ; m2, 9,1 × 6,0.
canine g (ACA-299) : 7,9 × 5,4.
m1 d sur fragment d'os (ACA-903) : 15,4 × 7,1.
Radius proximal d (ACA-905) : DT max diaphyse, 11,6 ; DAP diaphyse, 6,0.
Radius d, diaphyse (ACA-906) : DT max diaphyse, 9,4 ; DAP diaphyse, 5,5.
Astragale g (ACA-301) : L × l × DT tête × h = 22,1 × 17,2 × 10,6 × 12,9.

Description

Crâne

Le crâne de *Nyctereutes donnezani* de Çalta est étroit et allongé comme celui de *Nyctereutes sinensis* (Schlosser, 1903) de Chine (Teilhard de Chardin & Piveteau 1930, pl. XVII) et du renard européen *Vulpes vulpes*. Le museau est fin comme celui de renard. Il est plus long que celui de l'actuel *Nyctereutes procyonoides*. Les nasaux sont minces et très longs. La partie postéro-supérieure des maxillaires est très fortement inclinée, comme chez *Nyctereutes sinensis* et bien plus que chez *Vulpes*. Le jugal, ici brisé à l'arrière, est plus long au niveau de l'avant de l'orbite, comme chez *Nyctereutes sinensis* et *Nyctereutes procyonoides* (Gray, 1834) et à la différence de *Vulpes* et *Canis* Linné, 1758, où il est plus aminci. Les apophyses post-orbitaires sont épaisses et bien développées, comme chez les autres espèces de *Nyctereutes* et à la différence de *Vulpes* chez qui elles sont à la fois moins épaisses et plus réduites. De ces deux apophyses partent en arrière deux fortes carènes qui se réunissent sur le plan médian en une très forte carène supratemporale, aussi développée que chez les autres espèces de *Nyctereutes*. La boîte crânienne est fortement bombée, comme chez le renard et les autres *Nyctereutes*. Comme chez ces derniers aussi, elle paraît un peu plus développée à l'avant (c'est-à-dire en avant de la suture frontal-pariétal) que chez *Vulpes*. En arrière, la crête supraoccipitale est forte et domine la face occipitale mieux que chez les renards. Les bulles auditives sont un peu plus gonflées que chez le renard européen et comme chez les spécimens de *Nyctereutes procyonoides* que nous avons pu examiner. Sur les deux spécimens de *Nyctereutes sinensis* du MNHN, Paris (Teilhard de Chardin & Piveteau 1930, pl. XVII, fig. 1 et pl. XVIII, fig. 2), les bulles

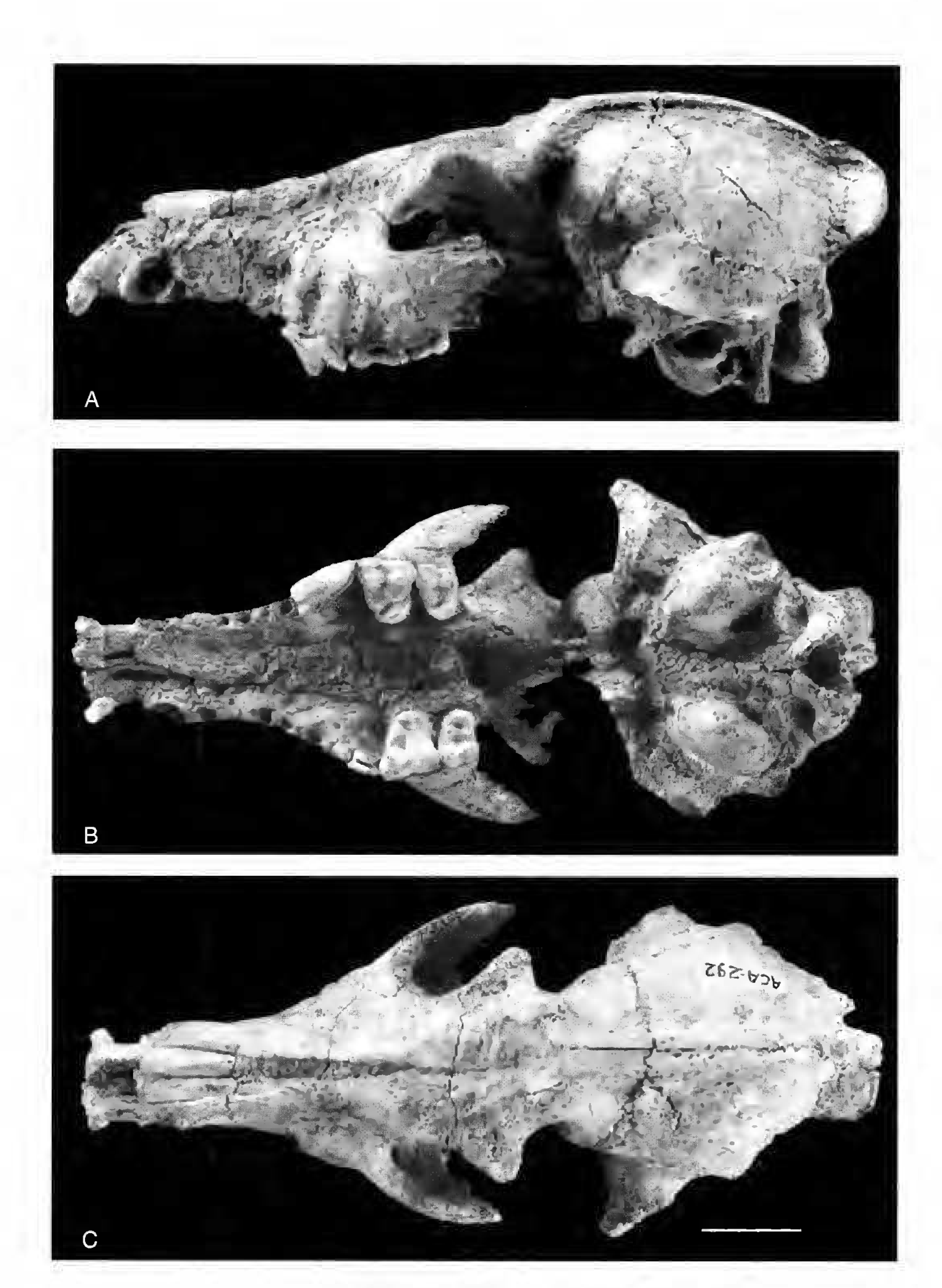


FIG. 3. — *Nyctereutes donnezani* (Depéret, 1890), crâne (ACA-292) ; **A**, face latérale gauche ; **B**, face inférieure ; **C**, face supérieure. Échelle : 2 cm.

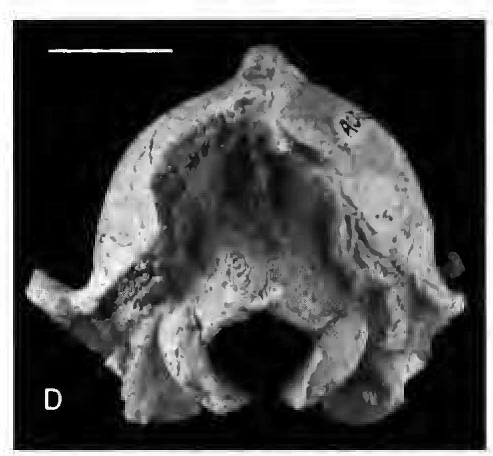


FIG. 3 (suite). — **D**, face occipitale. Échelle : 2 cm.

sont inégalement développées et cette variation dépasse les variations observables entre le *Nyctereutes* actuel et celui de Çalta. Enfin, l'apophyse paraoccipitale, qui est plaquée contre la face postérieure de la bulle auditive, descend au niveau ou même un peu plus bas que la bulle, c'est-à-dire plus bas que chez *Vulpes vulpes*, le *Nyctereutes megamastoides* (Pomel, 1842) de Perrier, *Nyctereutes sinensis* et *Nyctereutes procyonoides*.

Mandibule

Seule la branche horizontale a été conservée. Elle est allongée et relativement basse. Elle porte deux trous mentonniers, l'un au niveau du diastème séparant p1 de p2, l'autre, plus petit, au niveau de l'arrière de p3. Le bord inférieur est légèrement courbe, un peu comme chez *Vulpes vulpes*, mais amorce en arrière, au niveau de l'insertion du muscle digastrique, une inflexion beaucoup plus accentuée que chez *Vulpes*, mais beaucoup moins que chez les *Nyctereutes* plus récents : *N. megamastoides* de Perrier, de Villaroya (Villalta 1952, pl. IV) ; *N. sinensis* du Nihowan (Teilhard de Chardin & Piveteau 1930, pl. XVIII, fig. 3) ; et la forme actuelle *N. procyonoides*. Cette courbe, convexe, suivie d'une courbe inverse, donc concave, est sensiblement identique à celle que présente le *Nyctereutes donnezani* de Perpignan (Depéret 1890, pl. 3, fig. 5) et de Layna (Soria & Aguirre 1976, fig. 2 et pl. 2, fig. 1). Ce dernier présente cependant une plus grande accentuation de ces courbes. La forme de Çalta semble intermédiaire. La transformation morphologique commencerait donc entre le niveau de Perpignan et celui de Layna, soulignant la plus grande ancienneté du gisement de Perpignan par rapport à celui de Layna, ainsi que l'ont déjà mentionné Soria & Aguirre (1976).

Dentition

I3 est une dent dissymétrique, avec une pointe aiguë placée assez antérieurement. La face antéro-labiale est bombée, la face linguale évasée à la base postéro-lingualement. Une carène aiguë, longitudinale, limite ces deux faces. C'est une dent bien voisine de celle des renards et de *Nyctereutes procyonoides* ; les seules différences (bombement des faces plus accentué) sont à mettre au compte des différences de taille des espèces envisagées.

La canine supérieure a les proportions de celle des renards, de *Nyctereutes sinensis* et du *Nyctereutes donnezani* de Perpignan. Elle est haute, pointue et relativement peu recourbée. Celle de *Nyctereutes procyonoides* est plus étroite, plus courte, moins recourbée en arrière, mais peut-être plus pointue.

P4 est voisine de celle des renards. Elle en diffère par un protocône situé un peu moins en avant, mais dépassant cependant le niveau de l'angle antéro-externe de la dent. De plus, une crête aiguë descend de la pointe du paracône, en avant, tandis que le flanc antéro-externe du paracône est un peu plus bombé. Les P4 de *Nyctereutes donnezani* de Perpignan (Depéret 1890, pl. 3, figs 1, 2) et de Layna (Soria & Aguirre 1976, fig. 3c, pl. 1, figs 1, 3) sont identiques. Celle de *Nyctereutes procyonoides* est du même type, mais le coin antéro-externe du paracône est moins bombé.

M1 est une dent ramassée sur elle-même, presque aussi longue que large. Les tubercules principaux (paracône, métacône, protocône) sont bas. Le métaconule est aussi très développé, mais reste plus bas que le protocône. Un paraconule, plus petit et parfois absent, suivi même parfois d'un pointement accessoire, est à signaler. Le cingulum postéro-lingual se soulève en un tubercule aussi haut que le protocône. Le cingulum labial

TABLEAU 2. — Mesures des dents supérieures et inférieures chez diverses espèces de *Nyctereutes*.

		I3	C	P1	P2	P3	P4	M1	M2
R.1887-572									
N. procyonoides		3,4 × 2,9	4,7 × 3,0	3,4 × 2,3	5,6 × 2,5	6,5 × 3,0	9,8 × 5,0	8,4 × 9,1	5,6 × 5,4
PERRIER	Tête	–	–	–	–	–	12,5 × 6,2	9,9 × 10,8	6,5 × 7,6
N. megamastoides	Max. g.	–	–	–	6,8 × 3,0	8.6 × 3,3	12,8 × 6,4	10,9 × 11,9	7,5 × 8,8
ÇALTA	ACA-292	5,4 × 4,6	–	–	–	–	15,0 × 7,7	11,4 × 12,9	8,3 × 10,0
N. donnezani		–	–	–	–	–	–	11,4 × 13,0	8,3 × 10,1
	ACA-291	–	8,5 × 4,8	–	–	–	14,3 × 7,1	12,3 × 13,6	8.6 × 9,5
		–	–	–	–	–	15,1 × 7,1	–	–
	ACA-197	–	–	–	–	–	–	11,8 × 13,0	–
	ACA-296	–	–	–	–	–	–	11,6 × 13,3	–
	ACA-300	–	8,1 × 4,95	–	–	–	–	–	–
	ACA-902	–	–	–	–	–	–	12,4 × ?	–
	ACA-298	–	–	–	–	–	15,0 × 6,6	–	–
	ACA-357	–	–	–	–	–	13,0 × 6,0	–	–
PERPIGNAN									
N. donnezani	Moulage	–	–	–	–	–	12,8 × 6,4	9,8 × 11,1	–
VENTA DEL MORO									
N. donnezani		–	–	–	–	9,0 × 3,0	15.0 × 6,5	11,3 × 12,3	7.2 × 9,3

		c	p1	p2	p3	p4	m1	m2	m3
R.1887-572		5.3 × 3,3	3,1 × 1,85	5,0 × 2,4	3,75 × 2,6	6,9 × 3,3	12,0 × 5,15	7,2 × 4,15	2,4 × 2,2
PERRIER		–	–	6,5 × 2,8	7,8 × 2,9	9,1 × 3,7	14.3 × 5.8	8,9 × 5,0	4.8 × 3,7
N. megamastoides									
ÇALTA	ACA-904	–	–	8,55 × 3,5	9,0 × 3,6	10,3 × 4,5	18,2 × 7.5	10,4 × 7,2	5.2 × 4,55
	ACA-295	8,5 × 4,95	4,2 × 2,6	? × 3,6	8,8 × 3,6	–	–	–	–
	ACA-294	–	–	–	–	10,0 × 4,2	16,0 × 6,6	9,4 × 6,15	–
	ACA-299	7,9 × 5,4	–	–	–	–	–	–	–
	ACA-903	–	–	–	–	–	15,4 × 7,1	–	–
PERPIGNAN	Moulage	–	4,1 × 2,5	7,3 × 3,2	8,3 × 3,1	–	–	8,7 × 5,85	–
N. donnezani	*idem*	–	–	–	8,3 × 3,6	10,5 × 5,0	17,3 × 7,6	9,0 × 7,2	–

est fortement marqué. Cette dent diffère de celle de *Vulpes* par sa moindre largeur, due au raccourcissement de la distance paracône-protocône et de la fosse centrale. Le métaconule est aussi bien plus développé que chez *Vulpes*. La M1 des *Canis* sauvages est plus différente, avec un plus grand diamètre transversal et la face linguale de l'ensemble paraconide-métaconide formant un tranchant beaucoup plus important au-dessus de la fosse centrale.

M2 est, comme M1, raccourcie transversalement par rapport à *Vulpes* et *Nyctereutes tingi* Tedford *et* Qiu, 1991.

La canine inférieure est un peu plus longue et moins haute que chez *Vulpes*. Celle de la forme actuelle de *Nyctereutes* est encore plus courte et plus pointue, par effacement de la paroi linguale.

p1 est uniradiculée, étroite, piquante. La pointe est plus haute que chez *Vulpes* et *Canis*.

p2 est biradiculée, longue, étroite, piquante. La face antérieure est rectiligne. Il n'y a ni renflement cingulaire antérieur ni postérieur, à la

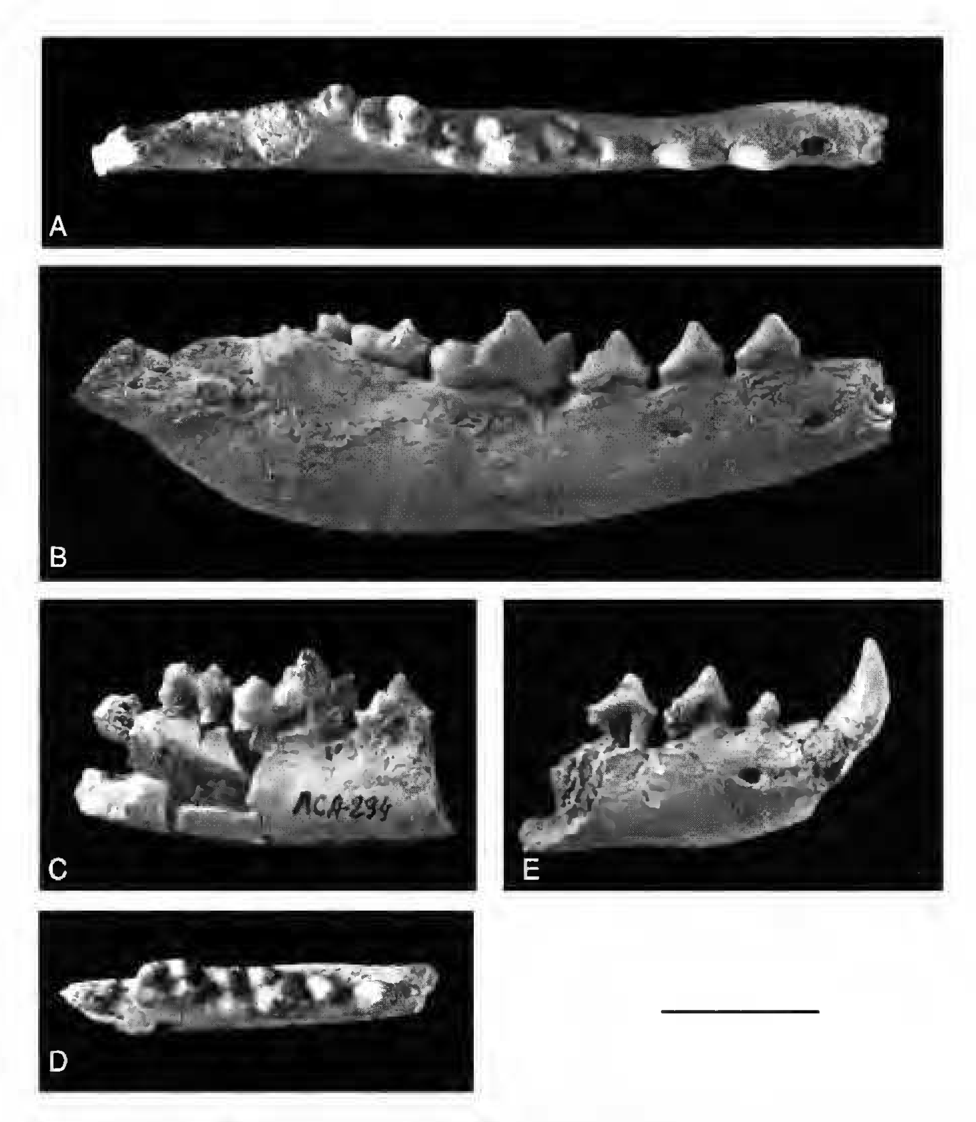


FIG. 4. — *Nyctereutes donnezani* (Depéret, 1890), hémimandibule droite ; **A**, **B**, ACA-904 ; **A**, face occlusale ; **B**, face labiale , **C**, **D**, ACA-294 ; **C**, face labiale ; **D**, face occlusale ; **E**, ACA-295, face labiale. Échelle : 2 cm.

différence de *Vulpes* et *Canis*. Chez la forme actuelle de *Nyctereutes*, la dent est un peu plus haute et un petit relèvement cingulaire s'est développé, tant à l'avant qu'à l'arrière.

p3 est bâtie sur le même modèle que p2, mais est un peu plus développée et plus longue.

p4 est encore un peu plus grande, et possède en plus une cuspide accessoire en arrière du protoconide. Il apparaît aussi un début de cingulum postérieur et postéro-lingual.

m1 est allongée et a sensiblement les proportions de celles des renards, mais le trigonide est plus bas. Les tubercules principaux du talonide (hypoconide et entoconide) sont nettement plus épais que chez *Vulpes*, réduisant le creux talonidien. L'hypoconide est en position arrière comme chez *Vulpes* et *Canis*. Par contre, l'entoconide est un peu plus avancé ; la place existe cependant encore pour un « pré-entoconide ». En arrière, entre les faces internes (par rapport à l'axe longitudinal de la dent) de l'hypoconide et de l'entoconide existe un petit post-cingulum. La dent homologue du *Nyctereutes* de Perpignan semble identique.

m2 est très allongée, subrectangulaire, basse mais

ses éléments ne sont pas régressés. Le métaconide est bien développé, au bord même de la face linguale. Il est un peu plus haut et un peu plus en arrière que le protoconide. En avant, une crête courbe relie ces deux cuspides. Sur cette crête s'individualise un paraconide bas. L'hypoconide est allongé et bien pointu. Lingualement, une crête un peu oblique montre un entoconide et un pré-entoconide petits mais bien formés. À l'angle antéro-labial de la dent, un très fort cingulum basilaire se soulève en une véritable lame. Cette m2 évoque de très près celle de *Vulpes* avec son allongement, la force et la position du protoconide et du métaconide ainsi que l'extraordinaire développement du cingulum antéro-externe. Elle en diffère cependant par le plus grand développement du paraconide et du talonide (elle est plus longue par rapport à m1 que chez *N. tingi*).
m3 est toute petite, oblongue avec un protoconide dominant et une muraille linguale sur laquelle se dresse un petit métaconide vestigial.

Squelette appendiculaire
Deux fragments de cubitus ont été retrouvés. Le plus important comporte les deux tiers proximaux de l'os. La morphologie, les proportions générales et l'emplacement des insertions ligamentaires et musculaires sont très voisins de ceux de *Vulpes*. Les insertions des muscles *supinator brevis*, *pronator teres*, *flexor digitorum profundus* et *biceps brachialis* sont les mêmes que chez *Vulpes* et assez différentes de chez *Canis*. Les proportions générales de l'os indiquent un radius aussi allongé que celui des renards, alors que celui de *Nyctereutes* actuel est proportionnellement beaucoup plus court.
L'astragale est par ses proportions identique à celui du *Nyctereutes megamastoides* de Perrier. Celui de *Nyctereutes procyonoides* est beaucoup plus court, par réduction du col de l'os. Au contraire, celui de *Vulpes* est plus allongé, par allongement du col.

Discussion
Classiquement, on admet que *Nyctereutes donnezani* apparaît en Europe au Ruscinien. Cependant, Morales & Aguirre (1976) ont signalé *Nyctereutes* cf. *donnezani* à Venta del Moro, dans la dernière zone du Turolien, à la MN13. Ils n'ont pas osé attribuer leur matériel à un véritable *Nyctereutes donnezani*, en raison des mesures et des proportions un peu différentes du matériel-type de Perpignan. Mais notre assez riche matériel de Çalta montre une variabilité individuelle qui englobe nettement celui de Venta del Moro. Aussi nous nommerons *Nyctereutes donnezani* ce dernier matériel. En conclusion l'espèce apparaît bien à la MN13.

Famille Hyaenidae Gray, 1869

Genre *Chasmaporthetes* Hay, 1921

Espèce-type. — *Chasmaporthetes ossifragus* Hay, 1921.

Chasmaporthetes kani Galiano *et* Frailey, 1977
Chasmaporthetes kani anatolicus n.ssp.
(Figs 5, 6)

Holotype. — Fragment de mandibule (ACA-303) avec c-m1.

Étymologie. — Du plateau anatolien, où se trouve le gisement de Çalta.

Matériel et mesures (en mm). — P3 g (ACA-913) : 23,2 × 14,2.
P4 g (ACA-354) : ? × (19).
i3 g (ACA-914) : 5,7 × 5,9.
Hémimandibule g avec c-p4, type de la sous-espèce, (ACA-303) : p2 g (17,8) × (9,6) ; p3 g 20,1 × 11,1 ; p4 g 24,1 × (11,4).
m1 g (ACA-304) : 24,7 × 10,6.
L'ensemble du matériel semble nettement avoir appartenu à un même individu.

Diagnose. — *Chasmaporthetes* voisin de *C. kani kani*, s'en distinguant par des prémolaires inférieures à denticule principal plus bas, paraconide de p3 plus développé, m1 à entoconide et entoconulide individualisés.

Description
Toutes les dents sont très fraiches. À part la m1, aucune ne porte de trace d'usure. Celles de la m1 sont elles-mêmes très petites. La canine et les prémolaires inférieures ne sont pas encore sorties de l'os mandibulaire. Lors de sa mort, l'animal devait porter encore des prémolaires de lait et, des dents définitives inférieures, seule la carnassière devait être en place.

P3 est pointue, large et légèrement allongée. Le denticule principal est haut et sa pente antérieure forte. Le denticule accessoire antérieur est réduit à un renflement de type cingulum. Le denticule accessoire postérieur est plus important. Il est suivi d'un léger cingulum. La dent est nettement renflée à la base, au niveau de la racine linguale. Le cingulum est bien marqué à cet emplacement. Plus en avant, le cingulum a disparu et la dent est nettement plus étroite. Cette dent se distingue de celle de *Chasmaporthetes kani kani* de Malancun (Qiu Zhan-Xiang 1987, pl. 2, fig. 1) par sa pointe principale plus basse et un plus grand élargissement au niveau de la racine linguale. Son profil occlusal se rapproche plus de celui du type d'*Euryboas bielawskyi* de Perrier (Schaub 1941, pl. 18, fig. 5) dont elle diffère cependant par un protocône moins élevé et un denticule accessoire postérieur plus allongé.

P4 est incomplète, brisée au niveau de la gorge qui sépare le paracône du métacône. Ce dernier élément manque. Le paracône est haut, pointu et précédé par un parastyle bien marqué, haut et pointu aussi. Le protocône est beaucoup plus bas, pointu lui aussi et relativement rond à la base. Sa position est avancée. Son bord antérieur se trouve exactement au niveau du bord antérieur du parastyle. Il n'y a pas de différence sensible avec la P4 de *Chasmaporthetes kani kani*. Sur le maxillaire-type de *Chasmaporthetes kani* (Galiano & Frailey 1977, fig. 1B), le protocône de la P4 droite est plus développé transversalement que son symétrique du côté gauche.

i3 est pointue et très fortement dissymétrique, par adjonction d'un denticule accessoire distal. Ce denticule est bien formé et nettement plus séparé de la cuspide principale que chez *Hyaena brunnea* Thunberg, 1920. De même, le fort renflement de la base de la dent du côté lingual est beaucoup plus important que chez la hyène rayée. Par contre, la i3 de la hyène tachetée *Crocuta crocuta* (Erxleben, 1777) montre un denticule accessoire distal bien formé, indépendant de la cuspide principale, et un renflement basolingual très fort. Ces deux éléments sont cependant bien moins marqués que chez notre hyaenidé de Çalta. D'après la figure de Qiu Zhan-Xiang (1987, pl. 2, fig. 2), la i3 de *Chasmaporthetes kani kani* de Malancun semble

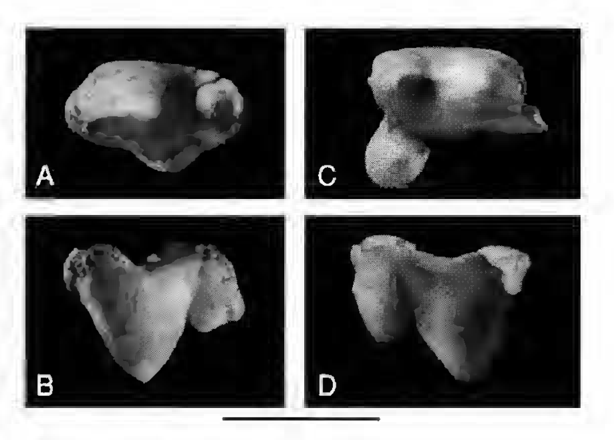


FIG. 5. — *Chasmaporthetes kani anatolicus* n.ssp. ; **A**, **B**, P3 g (ACA-913) ; **A**, face occlusale ; **B**, face labiale ; **C**, **D**, P4 g (ACA-354) ; **C**, face occlusale ; **D**, face labiale. Échelle : 2 cm.

beaucoup plus proche de celle de *Hyaena brunnea*, par effacement, ou faiblesse, du denticule latéral et du renflement cingulaire lingual.

De la canine inférieure non sortie du corps de l'os, on ne voit que la partie linguale de la pointe, avec le début de la forte carène antéro-linguale et le bombement de la face linguale. Elle ne diffère pas sur ces points des autres Hyaenidae et en particulier de *Chasmaporthetes kani kani*.

p2 est relativement haute et étroite, pointue et dotée à l'arrière d'un denticule accessoire assez haut, suivi d'un cingulum. Le renflement basilaire antérieur est insignifiant. Elle diffère de son homologue de *Chasmaporthetes kani kani* de Chine par sa pointe principale moins haute, à pente antérieure moins raide et par le développement plus important du cingulum basal arrière.

p3 est aussi, comme chez les autres *Chasmaporthetes* et *Euryboas* Schaub, 1941, une dent nettement plus étroite que chez les autres Hyaenidae. Elle comporte une pointe principale très proéminente, un denticule antérieur net, un denticule postérieur plus haut, plus long, suivi d'un net cingulum basal. La pointe principale est moins haute que chez *Chasmaporthetes kani kani*, mais le denticule antérieur accessoire est plus développé. La partie arrière de la dent semble identique : même développement du denticule accessoire postérieur ; même développement du cingulum basal. Ce cingulum donne même du côté lingual un épaississement en forme de cône

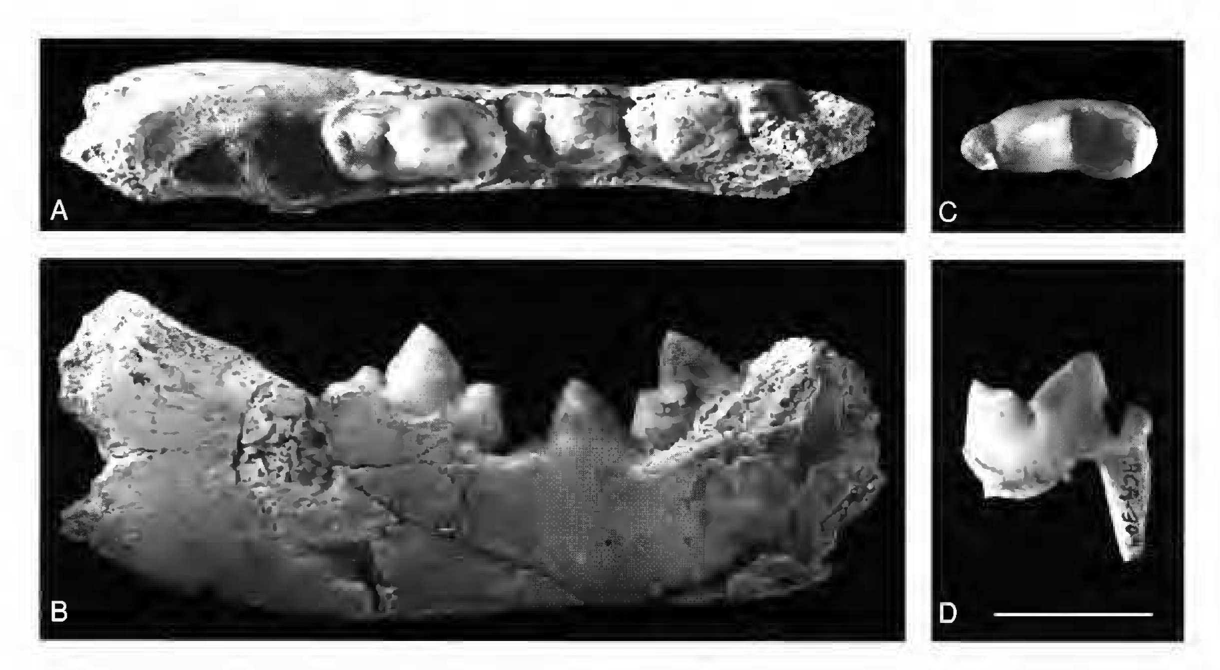


Fig. 6. — *Chasmaporthetes kani anatolicus* n.ssp. ; **A**, **B**, hémimandibule gauche (ACA-303) ; **A**, face occlusale **B**, face linguale ; **C**, **D**, m1 g (ACA-304) ; **C**, face occlusale ; **D**, face labiale. Échelle : 2 cm.

allongé, comme on le devine sur une mandibule de *Chasmaporthetes kani kani* de Malancun figurée par Qiu Zhan-Xiang (1987, pl. 2, fig. 2).
p4 est formée sur le modèle de p3, mais est plus forte, plus grande et montre un plus grand développement des denticules accessoires et du cingulum distal. Par rapport à la p4 de *Chasmaporthetes kani kani*, ces trois éléments accessoires sont un peu plus développés.
m1 est allongée et relativement basse. Le paraconide et le protoconide ont un développement sensiblement égal. Il n'y a pas trace de métaconide et le talonide est simple et subsymétrique, formé d'un hypoconide central, allongé, bas, d'un minuscule entoconide et d'un entoconulide encore plus petit. Ce n'est ni la structure exacte de *Chasmaporthetes kani kani* ni celle de *Chasmaporthetes kani progressus* (Qiu Zhan-Xiang 1987, fig. 6).

Discussion

L'étroitesse des prémolaires inférieures du hyaenidé de Çalta le rend compatible avec les genres *Chasmaporthetes*, *Euryboas*, *Lycyaena* Hensel, 1862 et *Hyaenictis* Gaudry, 1861. L'importance des denticules accessoires de ces mêmes prémolaires et la structure simple, subsymétrique du talonide de m1 écartent toute possibilité d'attribution aux deux derniers genres cités. Il restent donc *Euryboas* et *Chasmaporthetes*. Ces deux genres sont très proches l'un de l'autre. Parmi les différences retenues par les auteurs (Galiano & Frailey 1977, essentiellement), la principale paraît être la perte de P1 chez *Euryboas* tandis que la même dent s'élargit chez *Chasmaporthetes*. Ce caractère paraît assez illusoire, car la P1 peut manquer chez *Chasmaporthetes*, comme on peut le constater sur le palais-type de *Chasmaporthetes kani* dont le côté droit porte une P1 et le côté gauche en est dépourvu (*cf.* Galiano & Frailey 1977, fig. 1B). Les autres caractères de différenciation entre les deux genres résident dans les proportions des éléments des prémolaires inférieures. Chez *Chasmaporthetes*, les p2, p3, p4 ont un paraconide (denticule antérieur accessoire) plus important. De plus, selon Galiano & Frailey, le protocône de P4 est un peu plus reculé. C'est vrai sur l'espèce-type *Chasmaporthetes ossifragus* et sur la P4 gauche du maxillaire de *Chasmaporthetes kani*, mais d'autres spécimens de cette dernière espèce montrent un protocône en position plus avancée, comme par exemple sur la

P4 droite du maxillaire-type de *Chasmaporthetes kani* ou le palais V 7277 de la même espèce figuré par Qiu Zhan-Xiang (1987 pl. 1, fig. 1a). Il reste tout de même que sur le maxillaire-type d'*Euryboas bielawskyi* Schaub, 1941 il n'y a, sur la face antérieure de P4, aucune anse, aucun golfe séparant le parastyle du protocône, alors qu'il en existe toujours un chez *Chasmaporthetes*. Ce caractère et la force du paraconide sur p2-p4 sont-ils vraiment des caractères génériques ? Ce premier caractère (position du protocône de P4) semble avoir une valeur générique, les autres n'ayant qu'une valeur de caractère spécifique.

Notre Hyaenidae de Çalta, dont la P4 comporte une très nette concavité sur le bord de sa face antérieure entre le protocône et le parastyle et dont le paraconide de p3 est bien individualisé est à rapporter au genre *Chasmaporthetes*. À l'intérieur de ce genre, c'est avec l'espèce *Chasmaporthetes kani* que les ressemblances sont les plus fortes. Les seules différences notables sont, pour la forme de Çalta, une p2 moins haute, à pente antérieure du protoconide moins raide et à hypoconide un peu plus important, une p3 moins haute et à paraconide plus développé, un p4 à pointes accessoires très légèrement plus importantes et une m1 à talonide un peu différent, avec un plus grand développement de l'entoconide et de l'entoconulide. Ces différences sont bien faibles et ne semblent pas dépasser en importance celles qui séparent *Chasmaporthetes kani kani* de *Chasmaporthetes kani progressus* Qiu Zhan-Xiang, 1987. C'est pourquoi nous considérerons le hyaenidé de Çalta comme une sous-espèce particulière – et nouvelle – de *Chasmaporthetes kani*.

Famille FELIDAE Gray, 1821

Genre *Lynx* Kerr, 1792

ESPÈCE-TYPE. — *Felis lynx* Linné, 1766.

Lynx issiodorensis (Croizet *et* Jobert, 1828)
(Fig. 7A-H)

Felis issiodorensis Croizet *et* Jobert, 1828

MATÉRIEL ET MESURES (en mm). — I3 g (ACA-907) : 4,4 × 6,4.
C d (ACA-908).
P4 d (ACA-909) : 19,3 × 9,95.
Hémimandibule d avec c, p3, p4, m1 (ACA-910) : p3, 11,3 × ? ; p4, 13,6 × ? ; m1, 15,9 × 7,0.
Hemimandibule d avec p3-m1 (MTA, Ankara, AKC-133) : p3, 10,0 × 5,2 ; p4, 12,2 × 5,7 ; m1, 13,9 × 6,4.
d3 g (ACA-348) : 8,7 × 3,3.
p4 d, fragment postérieur (ACA-911).
p4 g, fragment antérieur (ACA-912).
m1g (ACA-910) : 15,9 × 6,9.
Cubitus g proximal (ACA-186) : DT × DAP au niveau de l'apophyse coronoïde, 19,0 × 28,2.

DESCRIPTION

La I3 de Çalta est typique des *Felis* de petite et moyenne taille. Elle est épaisse, pointue, très fortement dissymétrique. La face labiale, orientée antéro-externe, est bombée et moins haute mésialement que distalement. Elle est formée d'une lame labiale prédominante et d'un cingulum lingual beaucoup plus bas. La lame labiale occupe toute la face labiale, où elle est bombée et moins haute mésialement que distalement. Cette face labiale est limitée de la face linguale de la lame par deux crêtes très dissymétriques qui se rejoignent à la pointe de la dent, laquelle est en position plus médiale que distale. Intérieurement, le cingulum, mince, forme en avant une pointe qui se continue en arrière, tourne et rejoint l'extrémité distale de la crête distale de la face labiale.

La canine supérieure est un croc à peu près droit, épais, formé d'une face labiale très bombée et d'une face linguale bombée beaucoup plus faiblement. Ces deux faces sont limitées par deux crêtes assez acérées. La face labiale est marquée par deux forts sillons très rapprochés l'un de l'autre. Cette dent est presque identique à celle des *Lynx* actuels.

La carnassière supérieure, P4, est aussi très voisine de celle des *Lynx* actuels. Elle est formée d'un paracône pointu et dominant, d'un métastyle mince et allongé, d'un protocône très bas, ponctiforme et en position très antérieure. En avant de la crête antérieure du paracône se dresse un petit parastyle pointu. Un petit pointement accessoire se trouve en contrebas du parastyle, formant l'angle antéro-labial de la dent. Ce pointement accessoire est légèrement plus développé que sur la P4 du crâne-type de l'espèce.

Comme chez les *Lynx*, la mandibule est relativement étroite et l'angle mentonnier est net. Deux trous mentonniers existent, l'un sous le diastème post-canine, l'autre, presqu'aussi important, sous la p3.

La canine inférieure, incomplète, est bien pointue et courte à sa base, comme chez les *Lynx*, plus courte à sa base que chez les *Panthera* Oken, 1816, et de morphologie similaire. Sa face labiale est marquée d'un fort sillon longitudinal. Un court diastème sépare la canine de la p3.

p3 est incomplète à la base. Elle est proportionnellement plus étroite et gracile que la p3 des *Lynx* actuels et du *Felis issiodorensis* de Perrier-les-Étouaires. Le protoconide est dominant. Il est plus abrupt à l'arrière qu'à l'avant. À son pied antérieur se trouve une pointe accessoire (paraconide) basse. En arrière, un hypoconide est bien individualisé, étroit et très proche du protoconide. On ne distingue pas sur le spécimen si l'hypoconide était ou non suivi d'un cingulum.

p4 est allongée et dominée par un protoconide pointu. Le paraconide est bien formé, petit, bas. L'hypoconide est en position relativement labiale. Il est suivi d'un cingulum plus important lingualement que labialement. Cette dent est très proche de celle du *Felis issiodorensis* décrit par Croizet & Jobert (1828, pl. V, fig. 4).

m1 est nettement du type des *Felis issiodorensis* du Villafranchien ; le paraconide est un peu plus court et un peu plus bas que le protoconide, qui est suivi d'un métaconide vestigial, flanqué, à la base de son arête postérieure et légèrement vers l'intérieur, d'un petit renflement qui correspond au reste du cingulum distal. Le développement de ces deux éléments est aussi faible que dans le type de *Felis issiodorensis*.

La d3 conservée est une élégante petite dent, haute, piquante, étroite et plus longue que haute. Le protoconide, dominant, est élevé et pointu ; son arête antérieure descend abruptement et, à part la région apicale, est rectiligne ; son arête postérieure montre de profil une assez forte convexité. En avant se trouve, bien isolée, une pointe qui correspond au paraconide. Ce paraconide est bas, mais bien développé et bien individualisé. En arrière de la pointe principale se trouvent deux pointes alignées. L'une, dite habituellement deutéroconide, correspond à l'hypoconide et l'autre à la partie postérieure, axiale, du cingulum distal. L'hypoconide est bien détaché du protoconide, deux fois plus bas que cette pointe, mais cependant un peu plus élevé que le paraconide. La pointe postérieure, ou pointe cingulaire, est bien plus basse ; son sommet forme un petit tranchant orienté longitudinalement. Les deux axes longitudinaux de la dent, l'un reliant le protoconide au paraconide, l'autre reliant le protoconide à l'hypoconide et à la pointe cingulaire postérieure, forment entre eux un angle très ouvert. En vue occlusale, la partie antérieure de la dent est aussi large au niveau du paraconide que du protoconide ; la partie postérieure est de même largeur au niveau du protoconide que de l'hypoconide, mais l'arrière de la dent se trouve réduit en pointe par l'existence d'un chanfrein oblique (inhabituelle chez les carnivores) situé à l'angle postéro-lingual de la dent. Ce chanfrein devait toucher la face antéro-labiale du paraconide de la d4 et indique une nette étroitesse de l'os mandibulaire à ce niveau.

Squelette appendiculaire

Le cubitus est pratiquement identique à ceux du *Lynx issiodorensis* du gisement des Étouaires à Perrier (Puy-de-Dôme). La taille et les principales caractéristiques anatomiques sont les mêmes. C'est un os long et étroit, avec deux cavités sigmoïdes relativement étroites. L'olécrane est long et haut, avec une tubérosité antéro-externe plus épaisse en position plus antérieure que la tubérosité antéro-interne. L'apophyse coronoïde se termine par une petite lèvre qui pique vers le bas. Sur la face externe, le bord postérieur de l'os est en net relief au-dessus du plan de la surface d'insertion du muscle *extensor indicis* depuis le niveau du milieu de la grande cavité sigmoïde, jusque vers le milieu de la longueur de l'os où ce rebord est plus plat et domine la surface d'insertion du muscle *extensor ossi metacarpi pollicis*.

En vue antérieure, l'os est pincé juste sous le niveau de l'apophyse coronoïde, puis est relativement large au niveau du ligament inter-osseux.

Sur la face interne, l'empreinte, arquée et très étroite, de l'attache du muscle *biceps brachialis* est bien marquée par une petite crête en relief. On notera que toutes ces caractéristiques, tant morphologiques que dimensionnelles, sont celles du

cubitus de *Pseudaelurus quadridentatus* (Blainville, 1843) de Sansan (Ginsburg 1961, fig. 59-6) et que le cubitus du *Lynx issiodorensis* de Çalta ne diffère que par la taille de celui du *Pseudaelurus lorteti* Gailard, 1899 de Sansan et d'Artenay.

DISCUSSION

Comme on vient de le voir, le *Lynx* de Çalta ressemble dent par dent au *Felis issiodorensis* de la montagne de Perrier. La seule différence notable réside dans l'étroitesse de p3. Mais ce caractère n'a ici pas grande signification, car sur les différents spécimens des Étouaires, c'est justement la p3 qui montre la plus grande variété morphologique. La p3 de la figure 2 de la planche 5 de Croizet & Jobert (1828) est plus haute, plus courte et beaucoup plus mince à l'avant que celle de la figure 5 de la même planche, qui est d'ailleurs mal dessinée, le dessinateur ayant eu tendance à la doter d'un protoconide plus court et plus pointu que dans la réalité.

La pièce la plus intéressante et la plus originale du lot de Çalta est sans doute la d3 car c'est la première fois qu'une telle dent est retrouvée chez cette espèce. Elle ressemble à la p4 des *Pseudaelurus* Gervais, 1848-1852 et des *Felis* de moyenne taille, en particulier la P4 du *Lynx pardina* (Temnick, 1827) de la grotte de l'Observatoire (Boule 1910, pl. XXXII, figs 10-12) et du *Lynx spelea* (Boule, 1906) de la grotte de l'Escale (Bonifay 1971, figs 62, 64), ainsi que la p4 du *Lynx caracal* (Schreber, 1776) et du *Felis serval* Schreber, 1776 actuels. Elle s'en distingue principalement par sa pointe principale plus courte. Elle est aussi nettement plus étroite et, proportionnellement, la pointe antérieure (paraconide) est un peu plus développée. Ses proportions sont celles de la d3 de *Panthera parvus incurva* Ewer, 1956 de Swartkrans (Pléistocène du Transvaal, Afrique du Sud) figurée par Ewer (1956). La détermination de Ewer n'est pas contestable car la d3 est en connexion avec une d4 caractéristique, sur un fragment de mandibule.

Comme Viret (1954) l'a noté, le *Felis* sp. de Nihowan figuré par Teilhard de Chardin & Piveteau (1930, pl. XXI, fig. 3) est identique aux pièces des Étouaires et appartient donc au même taxon.

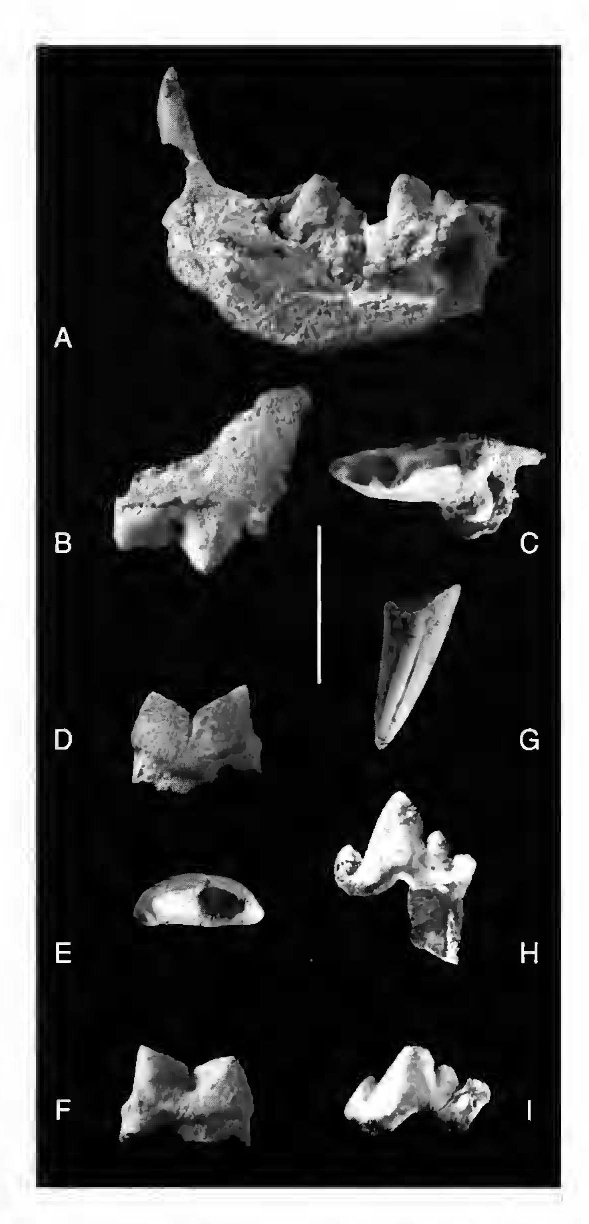


FIG. 7. — **A-G** *Lynx issiodorensis* (Croizet et Jobert, 1828) : **A**, hémimandibule droite (ACA-910), face linguale ; **B**, **C**, P4 d (ACA-909) ; **B**, face labiale ; **C**, face occlusale ; **D-F**, m1 g (ACA-910) ; **D**, face labiale ; **E**, face occlusale ; **F**, face linguale ; **G**, canine supérieure gauche (ACA-908), face labiale ; **H**, d3 gauche (ACA-348), face labiale ; **I**, *Machairodus giganteus* (Wagner, 1848), p3 g (ACA-331), face labiale. Échelles : A-G, I, 2 cm ; H, 1 cm.

L'intérêt des pièces de Çalta est de confirmer la longévité de l'espèce *Lynx issiodorensis* puisqu'elle est maintenant connue du Ruscinien inférieur (MN14) de La Gloria 4 et La Calera dans le bas-

sin de Teruel (Alcala 1994) au Villafranchien moyen de Saint-Vallier-sur-Drôme et de La-Puebla de Valverde (Kurten & Crusafont 1977) dans le MN17.

Sous-famille MACHAIRODONTINAE Gill, 1872
Genre *Machairodus* Kaup, 1833

ESPÈCE-TYPE. — *Ursus cultridens* Cuvier, 1824.

Machairodus giganteus (Wagner, 1848)
(Fig. 71)

Felis gigantea Wagner, 1848.

MATÉRIEL ET MESURE (en mm). — p3 gauche, moitié externe (ACA-331) : L 17.9.

RÉPARTITION. — *Machairodus giganteus* est connu de la Chine à l'Espagne au Turolien. De Beaumont (1975, fig. 13) fait monter l'espèce dans l'Astien, c'est-à-dire dans le Ruscinien.

DESCRIPTION

De cette dent, fendue longitudinalement, seule la moitié labiale a été retrouvée. La dent est dominée par le protoconide qui est long à la base, relativement haut et incliné vers l'arrière. En avant, le tubercule accessoire antérieur (paraconide) est plus de la moitié plus bas. Il est incliné vers l'arrière. En arrière du protoconide, le tubercule accessoire postérieur (ou deutéroconide, ou hypoconide) est plus haut et moins long que le paraconide. Il est suivi par le cingulum postérieur qui, vu de profil, est aussi long que le deutéroconide. Une amorce de cingulum labial existe à la partie antérieure de la base du protoconide. En vue occlusale, la dent est renflée à ce niveau, et le bord externe du paraconide est très oblique par rapport au bord externe du reste de la dent, qui est subrectiligne.

DISCUSSION

Par ses proportions, le nombre et l'importance de ses constituants, cette dent appartient bien à un Machairodontinae. Elle ressemble à une P3 mais s'en distingue aisément par l'importance de son tubercule antérieur et aussi celui de son cingulum postérieur. Elle s'écarte aussi nettement des p4 de Machairodontinae par l'inclinaison de son protoconide et la moindre hauteur tant du paraconide que du cingulum postérieur. Elle convient, par contre, fort bien en tant que p3. De Beaumont (1975) a montré que la p3 de *Machairodus giganteus* était une dent assez variable tant par sa taille que par les proportions de ses constituants. Le paraconide est souvent presque inexistant, comme sur la mandibule de Chine attribuée à *Machairodus palanderi* Zdansky, 1924 par Zdansky (1924, pl. XXVI, fig. 2), celles de Pikermi figurées par de Beaumont (1975, fig. 6c, d) ou celle de Pavlodar figurée par Orlov (1936, pl. I, fig. 3). Mais la p3 de la mandibule de Samos figurée par de Beaumont (1975, fig. 6f) et surtout celle de Los Mansuetos figurée par Morales & Soria (1979, pl. I, fig. 5) lui sont presque superposables. L'espèce voisine *Machairodus aphanistus* (Kaup, 1833) est moins bien représentée, mais les deux mandibules figurées par de Beaumont (1975, pls I, II) et provenant des sables à *Dinotherium* des environs de Darmstadt montrent des p3 sensiblement identiques entre elles et différentes de la p3 de Çalta par un paraconide nettement plus petit et un cingulum postérieur bien plus court. Morphologiquement, notre dent s'accorde donc mieux avec *Machairodus giganteus*. La taille s'inscrit bien dans les limites de variation de cette espèce qui, toujours d'après de Beaumont (1975, fig. 12), oscillent entre les extrêmes de 15 mm à 26 mm pour la longueur.

La p3 de la mâchoire récoltée au mont Lubéron par Gaudry (1873, pl. II, fig. 1) montre un protoconide identique mais une pointe antérieure plus longue et moins inclinée vers l'arrière ainsi qu'un deutéroconide moins haut et un cingulum postérieur moins développé.

CONCLUSIONS

L'étude des carnivores de Çalta a permis d'obtenir les résultats suivants :

1. La liste de ces carnivores s'établit ainsi :

CANIDAE
Vulpes galaticus n.sp.
Nyctereutes donnezani (Depéret, 1890)

HYAENIDAE
Chasmaporthetes kani anatolicus n.ssp.

FELIDAE
Lynx issiodorensis (Croizet *et* Jobert, 1828)
Machairodus giganteus (Wagner, 1848)

2. Le renard de Çalta, *Vulpes galaticus*, est le plus ancien des renards, et celui dont le régime alimentaire est le plus strictement carnassier. Il fait figure de bon ancêtre pour le renard eurasiatique actuel *Vulpes vulpes*. L'espèce villafranchienne *Vulpes alopecoides* paraît un intermédiaire phylogénérique acceptable, avec un régime alimentaire moins carnassier que *Vulpes galaticus* mais plus que *Vulpes vulpes*. Le renard des neiges *Alopex lagopus* pourrait aussi dériver du renard de Çalta.

3. La nouvelle sous-espèce de *Chasmaporthetes kani* ne se distingue de la forme-type *Chasmaporthetes kani kani* que par des prémolaires inférieures un peu plus basses et à denticules accessoires plus développés.

Remerciements
Je tiens à remercier ici É. Heintz qui a été l'initiateur des fouilles de Çalta, S. Sen qui nous y a conduit, et a participé à toutes les recherches, et M. Gürbüz qui a fouillé avec nous en 1972. Je remercie également D. Soria et L. de Bonis qui ont revu le manuscrit. D. Serrette a réalisé les photographies de cet article. Le MNHN et le CNRS nous ont fourni les crédits nécessaires à nos recherches en Turquie. Le MTA nous a procuré les autorisations pour effectuer ces recherches.

RÉFÉRENCES

Alcala Martinez L. 1994. — Macromamiferos neogenos de la fosa de Alfambra-Teruel. *Instituto de Estudios Turolenses, Museo Nacional de Ciencias Naturales*, 554 p.

Beaumont G. de 1975. — Recherches sur les Félidés (Mammifères, Carnivores) du Pliocène inférieur des sables à *Dinotherium* des environs d'Eppelsheim (Rheinhessen). *Annales Scientifiques de Genève* 28 (3): 369-405.

Berta A. 1981. — The Plio-Pleistocene hyaena *Chasmaporthetes ossifragus* from Florida. *Journal of Vertebrate Paleontology* 1 (3-4): 341-356.

Bonifay M. F. 1971. — Carnivores quaternaires du Sud-Est de la France. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, N. S., C 21 (2) : 43-277.

Bonis L. de & Koufos G. 1981. — A new hyaenid (Carnivora, Mammalia) in the Vallesian (Late Miocene) of northern Greece. *Scientific Annals of the Faculty of Physics and Mathematics of the University of Thessaloniki* 21: 79-94.

— 1994. — Some Hyaenidae from the late Miocene of Macedonia (Greece) and a contribution to the phylogeny of the hunting hyaenas. *Müncher Geowissenschaftliche Abhandlungen*, A 26: 81-96.

Boule M. 1889. — Le *Canis megamastoides* du Pliocène moyen de Perrier (Puy-de-Dôme). *Bulletin de la Société géologique de France*, série 3, 17 : 321-330.

— 1910. — *Les grottes de Grimaldi (Baoussé-Roussé) – Paléontologie*. I (3) : 155-362. Imprimerie de Monaco.

Campana D. del 1913. — I cani pliocenì di Toscana. *Paleontologia Italica* 19: 189-254.

— 1914. — La *Lycyaena lunensis* n. sp. dell'ossario pliocenico di Olivola (Val di Magra). *Paleontologia Italica* 20: 87-104.

Croizet J. B. & Jobert A. 1828. — Recherches sur les ossements fossiles du département du Puy-de-Dôme. Thibaud-Landriot Imp., Clermont, 224 p.

Depéret C. 1890. — Les animaux pliocènes du Roussillon. *Mémoires de la Société géologique de France* 3 : 1-194.

Dubois A. & Stehlin H. G. 1932. — La grotte de Cotencher, station moustérienne. I. *Mémoires de la Société paléontologique suisse* 52 : 1-178.

Ewer R. F. 1956. — The fossil carnivores of the Transvaal caves: Felinae. *Procedings of the Zoological Society of London* 126 (1): 83-95.

Galiano H. & Frailey D. 1977. — *Chasmaporthetes kani*, new species from China, with remarks on phylogenetic relationships of genera within the Hyaenidae (Mammalia, Carnivora). *American Museum Novitates* 2632: 1-16.

Gaudry A. 1862. — *Animaux fossiles et géologie de l'Attique*. Éditions Savy, Paris, volume I : 218 p., volume II : Atlas.

— 1873. — *Animaux fossiles du Mont Léberon (Vaucluse)*. Éditions Savy, Paris, 180 p.

Gervais P. 1848-1852. — *Zoologie et Paléontologie française*. Arthus Bertrand Éditions, Paris, 544 p.

Ginsburg L. 1983. — Sur les modalités d'évolution du genre *Pseudaelurus* (Felidae, Carnivora, Mammalia). *Collection du CNRS* 330 : 131-136.

Koufos G. 1987. — *Chasmaporthetes bonisi*, a new hyaenid (Carnivora, Mammalia) from the late Miocene of Macedonia (Greece). *Bulletin de la Société géologique de France* (8) 3 (5) : 913-920.

Kurten B. & Crusafont-Pairo M. 1977. —

Villafranchian carnivores (Mammalia) from La Puebla de Valverde (Teruel, Spain). *Commentate Biologica*, Helsinki 85: 1-39.

Morales J. 1984. — Venta del Moro: su macrofauna de mamiferos y biostratigrafia continental del Mioceno terminal mediterraneo. Thèse, Madrid, 340 p.

Morales J. & Aguirre E. 1976. — Carnivoros de Venta del Moro (Valencia). *Trabajos sobre Neogeno-Cuaternario*, Madrid 5: 31-74.

Morales J. & Soria D. 1979. — Nuevos datos sobre los carnivoros del area de Teruel. Sintesis y biostratigrafia. *Estudios Geologicos* 35: 497-504.

Ozansoy F. 1965. — Étude des gisements continentaux et des mammifères du Cénozoïque de Turquie. *Mémoires de la Société géologique de France*, Paris, N.S., 102 : 1-92.

Pomel A. 1842. — Nouvelle espèce de chien fossile découverte dans les alluvions volcaniques de l'Auvergne. *Bulletin de la Société géologique de France* 14 : 38-41.

Qiu Zhan-Xiang 1987. — Die Hyaeniden aus dem Ruscinium und Villafranchium Chinas. *Müncher Geowissenschaftliche Abhandlungen*, A 9: 1-110.

Schaub S. 1941. — Ein neues Hyaenidengenus von der Montagne de Perrier. *Eclogae Geologia Helvetica* 34 (2): 279-286.

Schmidt-Kittler N. 1976. — Raubtiere aus dem Jungtertiär Kleinasiens. *Palaeontographica*, A 155: 1-131.

Soria D. & Aguirre E. 1976. — El Canido de Layna: revision de los *Nyctereutes* fossiles. *Trabajos sobre Neogene-Cuaternario*, Madrid 5: 83-115.

Tedford R. H. & Qiu Z. 1991. — Pliocene *Nyctereutes* (Carnivora: Canidae) from Yushe, Shanxi, with comments on Chinese fossil racoon-dogs. *Vertebrata PalAsiatica* 29: 176-189.

Teilhard de Chardin P. & Piveteau J. 1930. — Les Mammifères fossiles de Nihowan. *Annales de Paléontologie* 19 : 1-134.

Villalta J. F. de 1952. — Contribucion al conacimiento de la fauna de mamiferos del Plioceno de Villaroya (Logrono). *Boletin del Instituto geologico y Minero de España*, 64: 1-201.

Viret J. 1954. — Le loess à bancs durcis de Saint-Vallier (Drôme) et sa faune de Mammifères villafranchiens. *Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire naturelle de Lyon* 4 : 1-200.

Werdelin L. & Solounias N. 1991. — The Hyaenidae: taxonomy, systematics, and evolution. *Fossils and Strata* 30: 1-104.

Zdansky O. 1924. — Jungtertiäre Carnivoren Chinas. *Palaeontologia Sinica*, Ser. C, 2: 1-149.

Soumis pour publication le 5 février 1998 ;
accepté le 14 mai 1998.